

3.) Schädel und Gehirn der *Capromyidae*.

Zur vergleichenden Anatomie der Nagetiere.

Von J. DRÄSEKE (Hamburg).

Mit 14 Abbildungen auf Tafel II und III.

A. Einleitung.

Mit der großen Säugetiergruppe der Nager, die nach WEBER (28) mehr als ein Drittel aller heutigen Landsäugetiere umfaßt, befaßte sich im Jahre 1855 zuerst J. F. BRANDT eingehend. Seine Untersuchungen über die Verwandtschaften und Klassifikationen der Nager gründete er auf craniologische Entwicklungsstufen.

Im Jahre 1899 folgte ihm T. TULLBERG, der auf Grundlage von vielen Vorarbeiten und eigenen umfassenden Untersuchungen eine groß angelegte phylogenetische Studie über die Nager verfaßte. Wenn ihm auch ein immerhin reiches Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand, so vermochte er doch nicht, alle Vertreter zu erfassen.

Darum ist es äußerst dankenswert, daß Herr Prof. Dr. KLATT vom Hamburger zoologischen Institut und Museum mir von den recht seltenen Baum- und Ferkelratten, von diesen tiefstehenden hystricomorphen Nagetieren, von der Familie der *Capromyidae*, Schädel und Gehirne von 3 verschiedenen Vertretern zur Bearbeitung überließ. Weiter stellte mir auf meine Bitte Herr Prof. Dr. H. POHLE vom Berliner zoologischen Museum den überaus seltenen Schädel von *Capromys nana* bereitwilligst zur Verfügung. Derselbe Schädel war 1939 von Fräulein E. MOHR bei ihren eingehenden Studien über die *Capromyidae* schon herangezogen worden. So konnte VON EGGELING's (1933) Mahnung, nur ganz seltenes Material von verschiedenen Arbeitsstellen zusammenzutragen und zu bearbeiten, befolgt werden.

Die Körper- und Gehirngewichte der drei verschiedenen *Capromys*-Vertreter aus dem Hamburger Museum sind folgende:

	Körpergewicht	Hirngewicht
1. <i>Capromys prehensilis</i> POEPPIG ♂	567 gr	5,6 gr
2. <i>Capromys melanurus</i> PREY ♂	704 gr	6,8 gr
3. <i>Capromys pilorides</i> SAY ♂	4 400 gr	12,3 gr.

Bei der Seltenheit dieser Nager ist es doch äußerst wertvoll, von ihnen selbst auch einmal beste Bilder zu sehen, wie wir sie E. MOHR in den Mitteilungen aus dem Zoologischen Garten der Stadt Halle **33**, 5, 1938, verdanken.

B. Schädel.

Da Schädel und Gehirn der *Capromyidae* beschrieben und zum Teil photographisch abgebildet werden sollen, ist es zweckmäßig, zunächst BRANDT's scharf umrissene Schilderung des Nager-Schädels voranzuschicken:

„Der Schädel ist im Ganzen mehr oder weniger verlängert. Die Oberseite desselben erscheint meist mehr oder weniger abgeplattet mit horizontaler Stirn und bietet, wie bei den meisten Säugetieren, einen im Verhältnis zum stärker entwickelten Gesichtsteil kleinen Gehirnkasten. — Die inneren Schädelgruben lassen sich wenig unterscheiden. Der Innenfläche der Schädelknochen fehlen die *impressionses digitatae*.“

BRANDT warf bei seiner weiteren Schilderung des Nagerschädels nur einen flüchtigen Blick in das Innere des Schädels selbst, erwähnte nur kurz, daß sich die inneren Schädelgruben nur wenig unterscheiden und daß die *impressionses digitatae* fehlen. Auch TULLBERG ging auf das *Cavum cerebri*, den von BRANDT so treffend bezeichneten „Gehirnkasten“ nicht näher bei seinen vergleichenden Studien ein.

So wurde nach BRANDT bei der umformenden Entwicklung zum Nagerschädel der Gesichtsschädel kleiner und so verkleinerte sich dementsprechend auch der Gehirnkasten. Die so bedingte innere Gestaltung des Schädels, in Sonderheit des *Cavum cerebri*, hängt aber ab von den Wechselbeziehungen im Wuchs von knöchernem Schädel und des in ihm lagernden weichen, inneren Organs, des Gehirns.

Ein Bild von diesem inneren Schädelhohlraum ist zeichnerisch nur schwer zu geben, darum sollte ein Versuch auf dem photographischen Wege unternommen werden. Der Photograph Herr FRANZ ROMPEL-Hamburg, ging bereitwilligst mit seiner Kunst auf diesen Vorschlag ein, den Schädelinnenraum, den Herr Oberpräparator OTTO HOLLE durch denkbar geschickte Schnittführung freigelegt hatte, bei richtiger Belichtung zu photographieren. Er gab des Vergleiches wegen nebeneinander gestellt je ein Bild des Schädelinnenraums von *Capromys pilorides* (Abb. 1) und von *Capromys melanurus* (Abb. 2). Am leichtesten gewinnt man ein Verständnis für diese Binnenraums-Aufnahmen, wenn man vom Hinterhaupt aus gleichsam in den Schädelinnenraum hineinschaut. Der Raum ist etwa rechteckig mit gerundeten Ecken gestaltet.

Die vordere begrenzende Wand steht zur Frontalebene des Schädels etwas geneigt. Sie weist in ihrem unteren mittleren Teil den Übergang auf zu dem Schädelraum, der die *Lobi olfactorii* aufnimmt. Bei *C. pilorides* ist das Übergangstor vom Schädelinnenraum zu dem, der die *Lobi olfact.* aufnimmt, etwa dreieckig gestaltet, während dasselbe bei *C. melanurus* und *prehensilis* etwa elliptisch geformt ist. In Abb. 1 ist beim Aufsagen des Schädels die Decke des Hohlraums, der die *Lob. olfact.* aufnimmt, die *Fossa olfactoria* stark angeschnitten, ebenso der danebenliegende Hohlraum, in nicht so scharf ausgeprägter Weise sieht man dies in Abb. 2 bei *C. melanurus*. Hierdurch tritt die fast frontal gestellte begrenzende vordere Wand des Gehirnkastens deutlich in Erscheinung.

Hieran schließt sich die *Fossa cerebialis* und *cerebellaris*, die ohne schärfere Begrenzung ineinander übergehen. Für beide ist die untere Begrenzung die Schädelbasis mit ihren Austrittslöchern der Hirnnerven, die elliptische Form aufweisen. In ihrer Mitte tritt eine leichte Erhöhung auf, um dann mit geringer

Neigung zum Hinterhauptloch abzufallen, während die Hinterhauptschuppe zur Schädelbasis fast senkrecht gestellt ist und so den Hohlraum occipitalwärts begrenzt. In dieser Weise ist der Schädelinnenraum bei allen drei *Capromyidae* fronto- und occipitalwärts begrenzt.

Die Seitenflächen des Binnenraumes zeigen in ihrem sagittalen Verlauf eine geringe Ausbuchtung, um die laterale Rundung der Großhirnhemisphären zu umfassen, dann springt eine leichte Knochenleiste vor, an der ein stark entwickeltes Tentorium haftet und sodann wird die Seitenwand in ihren dorsalen Teilen abermals etwas ausgebuchtet durch die Kleinhirnhemisphären. Das Felsenbein zeigt bei allen drei Vertretern noch die Fossa für die Aufnahme der Flocke neben dem Foramen zum Eintritt des Akusticus in seiner Zweiteilung. Die abgeschnittene knöcherne Decke des Schädelinnenraumes zeigt in ihrer Mitte und weiter in ihrer Hinterhauptschuppe einen tiefen Eindruck, eine ausgeprägte Knochendelle zur Aufnahme des starkentwickelten Wurms des Kleinhirns.

Der rechteckig gestaltete Gehirnkasten nimmt bei den Capromyiden etwa die halbe Schädellänge ein. Wo findet sich vergleichend-anatomisch eine ähnliche Bildung des Schädelinnenraumes? Es muß nach älteren Schöpfungsurkunden gesucht werden. Bei dieser Suche nach ähnlichen Wechselbeziehungen von Schädel- und Hirnbau bei den Nagern gibt es einige beachtenswerte Hinweise. Wieder sind es tiefstehende Formen der hystricomorphen Nagetiere. Bei den amerikanischen Baumstachlern, diesen körperlich ziemlich großen Nagern, findet man noch ausgeprägter als bei den *Capromyidae* einen recht ausgesprochenen rechteckigen Gehirnkasten mit gerundeten Ecken, wie ihn Abb. 3 und 4 bei *Erethizon dorsatus* und bei *Coendu villosus* zeigt. In Abb. 4 ist auch noch ein Stück von der senkrechten occipitalen Grenz wand des Gehirnkastens zu sehen.

Durch den Vergleich des Gehirnkastens dieser beiden Arten (Abb. 3 und 4) mit den Abb. 1 und 2 desselben von den *Capromyidae* wird das Verständnis für die besondere Form des Gehirnkastens der letzteren wesentlich erleichtert. So leistet hier die photographische Aufnahme vorzügliche Dienste, denn die Bilder prägen sich besser ein als lange eingehende Beschreibungen.

Diese vergleichend-anatomischen Befunde müssen als Wegweiser weiter für die Forschung dienen. Der Nagerschädel von *Coendu* und *Erethizon* ist nicht so lang und seiner äußeren Form nach etwas breiter gebaut. Geht diese an der Hand eines solchen Fingerzeiges von äußerem und innerem Schädelaufbau wieder zurückschauend bei den Cypromyiden weiter nach, so ergibt sich schon rein äußerlich, wie ALLEN nach E. MOHR ausführt, daß bei *Capromys nana* der Hirnschädel weniger ausgezogen und runder profiliert ist, als bei irgendeiner anderen Art.

Wenn auch der Schädel von *Capromys nana* (Berliner Museum 48721) von E. MOHR in ihrer grundlegenden Arbeit (pg. 63—65) über die *Capromyidae* bereits seinem Äußeren nach eingehend beschrieben und vergleichend gewürdigt wurde, so wäre es äußerst wertvoll, auch von seinem inneren Aufbau wenigstens eine Vorstellung zu bekommen. Leider konnte aber der sehr zart gebaute Schädel

des primitivsten Vertreters der Gattung *Capromys* nicht ohne Gefährdung für ihn selbst aufgeschnitten werden, um sich ein Bild vom Schädelinnenraum zu verschaffen.

E. MOHR regte darum an, den „Hirnkasten“ mit einem metallischen Material zu füllen und zu versuchen, durch eine Röntgenaufnahme, die Herr Prof. Dr. W. KNOLL bereitwilligst ausführte, sich ein Bild von der Gestaltung des Schädelinnenraumes zu verschaffen. Abb. 5 und 6 wollen ein solches geben.

Nach Abb. 5 ist der Schädelinnenraum frontal abgerundet, während seine occipitale begrenzende Wand vertikal, leicht schräggeneigt zur Schädelbasis abfällt. Abb. 6 zeigt die Seitenwände des Hirnkastens in ihrem fronto-occipitalen Verlauf mit den ganz leicht flach geformten Ausbuchtungen zur Aufnahme der Hemisphären von Groß- und Kleinhirn; auch die frontale Begrenzung des Schädelinnenraumes ergibt die zur Medianebene schräg gestellten vorderen Wände und dann den Übergang in den vordersten Raum zur Aufnahme der Lobi olfactorii.

So war es doch möglich, durch die Röntgen-Aufnahme ein Bild in Umrissen vom Schädelinnenraum eines des ältesten Vertreters der Gattung *Capromys* zu bekommen, eine gute Ergänzung und Bestätigung der Abb. 1 und 2 von *Capromys pilorides* und *melanurus*.

Diese Röntgenbilder übermitteln uns gleichsam eine recht alte Urkunde im Werdegang der *Capromyidae* und regen weiter dazu an, das von diesem etwa rechteckigen Hohlraum umschlossene Gehirn auch seinerseits zur Darstellung zu bringen sowie vergleichend nach ähnlichen Befunden zu suchen.

C. Gehirn.

a) Allgemeine Formverhältnisse.

Körper- und Gehirngewicht sind einleitend bereits gegeben worden. In den Abb. 7—12 sind die Gehirne der drei Vertreter der *Capromyidae* bildlich nebeneinander gestellt, um ihre weitgehende Ähnlichkeit zu zeigen.

Von oben betrachtet, hat das Großhirn der *Capromyidae* ungefähr die Gestalt eines Rechteckes, mit stumpf abgerundeten Ecken. Infolge der inneren Gestaltung des Schädelinnenraumes konnten die Lobi olfactorii nicht im Zusammenhang mit dem Gehirn gewonnen werden. Großhirn und Kleinhirn berühren einander unmittelbar. Die medianen Mantelkanten der Großhirnhemisphären weichen occipitalwärts unter einem stumpfen Winkel auseinander; die Corpora quadrigemina treten nicht zutage, sie werden von der frontalen Spitze des Wurms überlagert, während der Wurm selbst occipitalwärts in stark gerundetem Verlaufe abfällt. Die gleichen Wachstumstendenzen, die in ihren Wechselbeziehungen die Form des Großhirns bedingen, bestimmen weitgehend auch die Gestaltung des Kleinhirns in seiner seitlichen Entwicklung.

b) Sekundäres Vorderhirn oder Großhirn.

Die Masse des Großhirns steigt, seitlich betrachtet, in fronto-occipitaler Rich-

tung etwas an, um dann in flachem Bogen zum Kleinhirn zu verlaufen, während ihre seitlichen Teile entsprechend der knöchernen Wandung des Schädelinnenraumes leicht gerundet abfallen. Die Masse des Hemisphärenhirns läßt nur eine einzige Furche, die der Seiten-, fast der Basalfläche des Hirns angehört, erkennen, sie teilt die Oberfläche des Hirns in zwei Teile. Diese Furche, die als solche scharf hervortritt, ist die Fiss. rhinalis lateralis, die in ihrem S-förmigen Verlauf occipitalwärts etwas ansteigt, dabei in ihrem Verlaufe flacher wird; sie erreicht den hinteren Hemisphärenrand nicht. Etwa in ihrer Mitte ist dorsalwärts in der Hirnmasse eine leichte Delle wahrzunehmen, die wahrscheinlich durch eine Gefäßfurche bedingt ist. Es ist gewagt, bei dieser leichten Delle von einer Fovea bzw. Fiss. Sylvii zu sprechen, zumal dieser Eindruck bei demselben Hirn auf beiden Hemisphären nicht in gleicher Weise hervortritt.

Durch die Fiss. rhinalis lateralis wird nur zur rein topographischen Orientierung die Oberfläche des Hirns (ich folge den Ausführungen von ZIEHEN (1897) und RETZIUS (1898)) in ein Rhinencephalon und in den eigentlichen Hirnmantel (Pallium) zerlegt. Dieser Hirnmantel zeigt keine eigentlichen Furchen mit Ausnahme der sagittalen Längsfurche, die in ihrem hinteren Teil nur ganz flach ist und nicht auf beiden Hemisphären zutage tritt. Auf dem Hirnmantel nimmt man ganz unregelmäßig verstreut einige flache Dellen wahr, die auch wohl als Gefäßfurchen anzusprechen sind.

Die weiteren Beziehungen des Großhirns zum Mittel- und Endhirn konnten makroskopisch nicht verfolgt werden, weil der Hirnstamm nicht zergliedert werden durfte. Es steht zu hoffen, daß die mikroskopische Forschung dieser seltenen Nagerhirne noch diesen oder jenen wertvollen Fingerzeig geben wird.

Wenn bei der Darstellung des Schädelinnenraumes der *Capromyidae* das ähnlich gestaltete Cavum cerebri von *Coendu* und *Erethizon* bildlich gegenübergestellt wurde, so sollen jetzt die dasselbe ausfüllenden Gehirne von *Erethizon dorsatus* nach MIVART (1882) und von *Coendu villosus* nach DRÄSEKE (1919) folgen. Siehe die Abb. 13 und 14.

In ihren rechteckigen Umrissen mit gerundeten Ecken, in ihrer Furchenlosigkeit des Großhirns sowie in der äußeren Gestaltung des Kleinhirns (Hemisphären, Wurm) ähneln sie sich weitgehend. Die Fiss. rhin. lateralis gehört bei diesen Baumstachlern aber ganz der basalen Fläche des Hirns an. Ein Vergleich dieser Schädelinnenräume sowie der Gehirne beider Nagergruppen können nur zu leicht zu phylogenetischen Spekulationen anatomischer und auch physiologischer Natur führen. Es muß darum hier immer wieder an den Satz von JACOBESHAGEN (1925) erinnert werden, daß die Tiere niemals den ganzen Organismus in einer Beziehung nur ändern, denn „jeder Funktionseinfluß muß vielmehr das Ganze ändern, wenn es funktionelle Änderungen überhaupt gibt“.

Viele Urkunden müssen gesammelt werden. Erst auf breiter Basis ist ein gesichertes Urteil möglich, denn die Macht der Konvergenz-Erscheinungen kann nur zu leicht zu Irrtümern führen. Ich gebe darum hier die Ausführungen des

Meisters in der Anlage eines hypothetischen Stammbaumes der Nagetiere wieder. T. TULLBERG schildert vorsichtig abwägend die Gruppe der *Erethizontidae* wörtlich: Die hierher gehörenden Tiere, welche übrigens sehr groß sind, leben alle in Amerika. Mit den Hystriciden, zu denen die *Erethizontidae* gewöhnlich geführt werden, haben sie, von solchen Merkmalen abgesehen, welche den *Hystricomorphi* überhaupt angehören, kaum etwas anderes gemein, als die Stacheln, welche indes sowohl an Größe, als in der Anordnung, bei diesen beiden Gruppen durchaus verschieden sind“.

Nicht allein die Bearbeitung des äußeren Schädels der *Capromyidae* hat bei der Aufstellung eines hypothetischen Stammbaums der Nager einen großen Wert, sondern auch der in seinem Werdegang geformte Aufbau des inneren Schädels und mit dem Wachstum dieses Hartteiles ihres Körpers, des Skelettes, steht in unmittelbarem Zusammenhang die Formgestaltung eines Weichteiles, des Gehirns.

Von den Hystriciden der alten Welt ist die äußere Form des Hirns von *Hystrix cristata* und von *Atherura africana* und *A. fasciculata* bekannt. (DRÄSEKE 1926 und 1935).

Das Hirn dieser Vertreter ist in seiner äußeren Form nicht etwa rechteckig, sondern kreisrund und zum Teil am frontalen Pol etwas zugespitzt gestaltet; seine Oberfläche aber ist, obschon der Hirnmasse nach hier doch größere Gehirne vorliegen, das typische Nagetier-Hirn seiner größeren Vertreter, das fast furchenlos ist abgesehen von einer sagittalen Längsfurche der lateralen Hemisphärenfläche und der Fissura Sylvii, die beide sehr verschieden stark ausgeprägt sein können und der Fiss. rhinalis lateralis, die Rhinencephalon und Pallium trennt.

Schriftenverzeichnis.

- BRANDT, J. F., 1854. — Beiträge zur näheren Kenntnis der Säugethiere Rußlands. — Memoires de l'Academie imperiale de Sciences de St. Pétersbourg. Sciences mathématiques, physiques et naturelles. Tom. IX, Seconde Partie: Sciences naturelles. Tom. XII, Abhandlg. 5, Theil 1: Craniologische Charakteristik der Nager. Theil 2: Craniologische Ordnung der einzelnen Nagergruppen.
- DRÄSEKE, J., 1919. — Zur Kenntnis des Gehirns der Nagetiere. — Sitzungsber. d. Heidelberger Akademie d. Wissenschaften. Mathem.-naturw. Klasse, Abt. B. Biolog. Wissenschaften, Heidelberg.
- 1926. — Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der *Hystricidae*. — Festschr. f. Wolde-mar Bechterew. Staatl. Psychoneurologische Akademie u. Reflexologisches Staatsinstitut f. Gehirnforschung, Leningrad.
- 1935. — *Atherura fasciculata*. Ein Beitrag zur makroskop. Anatomie der Nagetiere. — Anat. Anz. 79. Jena.
- EGGELING, H. v., 1938. — Zeitschriften, Herausgeber und Verfasser. — Anatom. Anz., 76, 9/11.
- JACOBSHAGEN, EDUARD, 1925. — Allgemeine vergleichende Formenlehre der Tiere. — Werner Klinkhardt, Leipzig.
- MIVART, ST. GEORGE, 1882. — Notes on the Anatomy of *Erethizon dorsatus*. — Proc. Zool. Soc. London 1882.

- MOHR, ERNA, 1939. — Die Baum- und Ferkelratten-Gattungen *Capromys* DESMAREST (sens. ampl.) und *Plagiodontia* CUVIER. — Mitteilg. aus dem Hamburg. Zoolog. Mus. und Institut 48. — Hier findet sich die ganze Literatur über die *Capromyidae*.
- RETZIUS, G., 1898. — Zur äußeren Morphologie des Riechhirnes der Säugetiere und des Menschen. — Biologische Untersuchungen N. F. 8, Stockholm-Jena.
- TULLBERG, TYCHO, 1899. — Über das System der Nagetiere. Eine phylogenetische Studie. — N. Act. reg. soc. scient. upsaliensis (3) 18, 1.
- WEBER, MAX, 1928. — Die Säugetiere. 2. Aufl., 2. — Gustav Fischer, Jena.
- ZIEHEN, TH., 1897. — Das Centralnervensystem der Monotremen u. Marsupialier. Ein Beitrag z. vergl. makrosk. u. mikrosk. Anatomie u. z. vergl. Entwicklungsgesch. d. Wirbelthiergehirns. I. Theil. Makrosk. Anatomie. — Semon's zoolog. Forschungsreisen nach dem Malayischen Archipel. Denkschriften der med.-naturw. Ges. Jena, 1897—1907.

Erklärung der Tafeln II und III.

- Tafel II. Abb. 1. Schädelinnenraum von *Capromys pilorides* SAY.
 Abb. 2. Schädelinnenraum von *Capromys melanurus* POEY.
 Abb. 3. Schädelinnenraum von *Couendu villosus*.
 Abb. 4. Schädelinnenraum von *Erethizon dorsatus*.
- Tafel III. Abb. 5. Röntgenaufnahme des Schädels von *Capromys nana* ALLEN von der Seite. Hirnknochen mit feinem Schrot gefüllt.
 Abb. 6. Röntgenaufnahme desselben Schädels mit derselben Füllung von oben.
 Abb. 7. Gehirn von *Capromys melanurus* POEY von oben.
 Abb. 8. Gehirn von *Capromys pilorides* SAY von oben.
 Abb. 9. Gehirn von *Capromys prehensilis* POEPPIG von oben.
 Abb. 10. Gehirn von *C. melanurus* POEY von rechts.
 Abb. 11. Gehirn von *C. pilorides* SAY von rechts.
 Abb. 12. Gehirn von *C. prehensilis* POEPPIG von rechts.
 Abb. 13. Gehirn von *Erethizon dorsatus* von oben. Nach MIVART.
 Abb. 14. Gehirn von *Couendu villosus* von oben.
- Sämtliche Abbildungen in natürlicher Größe.
-